

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Biologie

BBI



Lucie Karochová

Hlasové projevy žab

Bioacoustics in frogs

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: RNDr. Martin Šandera, Ph.D.

Praha, 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 27.8.2012

Podpis:

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Martinu Šanderovi, Ph.D. za jeho vstřícnost a trpělivost. Nemalý dík patří také mému partnerovi za psychickou podporu.

Abstrakt

Tato bakalářská práce byla zaměřena na popsání a zhodnocení výzkumů zabývajících se hlasovými projevy žab. Cílem bylo porovnat známé informace o typech vokalizace, vlivu pohlavního výběru na volání samců, sborovém chování žab a vlivu predace. Výzkum bioakustiky byl uskutečněn na mnoha druzích žab z různých koutů světa, přičemž nejvíce experimentů bylo provedeno na neotropických žábách, konkrétně na *Physalaemus pustulosus*.

Akustická komunikace je poměrně silně rozšířený jev napříč celou živočišnou říší. Téma bioakustiky je v poslední době vcelku hojně studované. Nejvíce prací je ale většinou zaměřeno na ptáky či savce a studium žab, zejména evropských druhů, je neprávem opomíjeno. Detailně prostudovaný je vliv pohlavního výběru samičky na parametry hlasových projevů samců, zatímco výzkum jiných evolučních principů jako například vliv predátora je studován jen okrajově. Výzkumy na nových druzích žab se většinou zaměřují na popsání typů hlasových projevů, které se u daného druhu vyskytují. Dále na detailnější studium jednotlivých parametrů hlasu jako je frekvence nebo intenzita a u žab vokalizujících ve sborech se zjišťuje zejména načasování nebo synchronizace. Nově byla zjištěna schopnost některých žab tvořit ultrazvuk a překvapivé bylo i zjištění vokalizace u samiček některých druhů. Zobecnění zjištěných skutečností bývá z nedostatku studia dalších druhů většinou dosti nesnadné, proto je třeba výzkum rozšířit zejména na evropské a africké druhy.

Klíčová slova: bioakustika žab, vokalizace, sborové chování, reklamní volání, predace

Abstract

This thesis is focused on bioacoustics in frogs. The purpose was to compare known informations about vocalization types, influence of sexual selection on males call, chorusing behavior and influence of predation. Bioacoustics research was carried on many frog species from different part of world, with most experiments being carried on neotropical frogs, specifically *Physalaemus pustulosus*.

Acoustics communication is a wide-spread phenomenon across the animal kingdom. The theme of bioacoustics is studied quite extensively. The most studies is focused on birds or mammals, and the study of frogs, especially the European species, is poorly known. The influence of sexual selection on males vocalization is well known, while research in other evolutionary principles such as the effect of predator is studied only marginally. Research on new types of frogs tend to focus on the description of vocalization types that occur in a given species. In addition to in detail are studied individual voice parameters such as frequency or intensity and chorusing frogs are determined mainly by call-timing or synchronization. Newly was discovered ability of some frogs generate ultrasonic harmonies and surprising discovery was female vocalization as well. Generalization of facts is quite difficult because of the lack of studies in other species, so the research should be expand in particular on European and African species.

Keywords: bioacoustics in frogs, vocalization, chorusing behavior, advertisement call, predation

Obsah:

1. Úvod	7
2. Typy vokalizace	8
2.1. Reklamní volání	8
2.2. Agresivní volání	9
2.3. Stresové volání	10
3. Pohlavní výběr	10
3.1. Volba samičky u <i>Physalaemus pustulosus</i>	11
3.2. Preference samičky u ostatních druhů žab	12
4. Vliv predace	13
5. Sborové chování	15
5.1. Agresivní chování	15
5.2. Synchronizace a načasování	16
6. Závěr	18
7. Seznam literatury	19

1. ÚVOD

Komunikace založená na zvuku je u živočichů velice častým jevem. Tímto způsobem se dorozumívají mnohé druhy od bezobratlých až k savcům, člověka nevyjímaje. Není divu, že je hlasová komunikace tak rozšířená. Zvířata si mohou předávat informace na velké vzdálenosti nebo mohou vysílat i přijímat signály ukryti před vizuální detekcí. Některé zvuky jsou srozumitelné i odlišným druhům a mohou tedy sloužit například jako varování před predátorem. Jiné jsou naopak druhově specifické a mohou sloužit právě k rozpoznání vlastního druhu, což je velice důležité zejména kvůli rozmnožování. Z těchto důvodů se nejspíše u žab vyvinula hlasová komunikace, aby pomáhala při páření. Časem pak samozřejmě dostala i další funkce jako je například stresové volání, primárně ale záby vokalizují za účelem rozmnožení. Tedy vokalizují téměř výhradně jen samci, i když nedávné výzkumy odhalily omezenou schopnost hlasových projevů i u samic (Figueiredo-de-Andrade a kol. 2010). Samci tedy svým reklamním voláním lákají samice na místo páření, agresivní volání používají k odhánění soků a vůbec se všemožně snaží zvýšit své šance u samiček. V cestě k maximalizaci atraktivity jim ale stojí spousta omezení. Kromě morfologických a fyziologických zábran to může být například vliv predátora. Je zvláštní, že vlastnosti, které jsou atraktivní pro samičku jsou zároveň i vlastnosti, které napomáhají predátorovi k ulovení kořisti. Tato bakalářská práce je zaměřena na popsání a zhodnocení výzkumů, které se všech těchto skutečností dotýkají.

2. TYPY VOKALIZACE

Samci žab vydávají různé zvuky za různým účelem a v různých situacích. Nejčastěji žáby vokalizují během doby rozmnožování. Hlasová komunikace se u nich totiž vyvinula zejména za účelem dorozumívání dvou partnerů nebo soků. Nejdůležitější typ volání je zřejmě tzv. reklamní volání („advertisement call“) někdy také označované jako „mating call“, který používá samec ke komunikaci se samičkou. Dalším častým projevem jsou teritoriální zvuky, případně agresivní vokalizace. Takto se samci vymezují ve vztahu k jiným samcům. Kromě těchto dvou hlavních typů můžeme u žab pozorovat také stresové volání, které jedinci vydávají v ohrožení.

Hlasové projevy žab jsou opravdu různorodé. Žádné dva druhy nemají přesně stejnou skladbu svých repertoárů, i když nejsou ani zdaleka tak diverzifikované a komplexní jako zpěvy ptáků. Většina žab volá ve frekvencích mezi 400 a 4000 Hz. Některá volání mají nízkou frekvenci jiná zase vysokou. Mohou se také lišit svým načasováním, délkou, hlasitostí. Některé projevy jsou složitější a komplexnější, jiné jsou zase jednoduché a složené třeba jen z jedné slabiky (Rand 1985).

U některých druhů živočichů jako například netopýři, delfíni nebo velryby je produkce ultrazvuku běžná záležitost. Tito živočichové používají ultrazvuk k echolokaci, která jim pomáhá v orientaci a při lovu. Naproti tomu žáby jsou známy tím, že vokalizují ve frekvencích slyšitelných lidským uchem. Vědci ovšem zjistili, že i žáby mají schopnost za určitých podmínek tvořit prominentní ultrazvukové harmonie. Tato schopnost byla zaznamenána například u čínské žáby *Amolops tormotus*. Vyvinula se u ní nejspíše jako přizpůsobení vnějším podmínkám. Tato žába totiž žije ve velmi hlučném prostředí (Narins a kol. 2003, Yu a kol. 2006). Kromě tvoření ultrazvuku je tento druh žáby vyjimečný i v dalších bioakustických aspektech. Její repertoár obsahuje značné množství různých zvuků. Některé prvky jsou dokonce stejné jako u ptačích zpěvů nebo u vokalizace primátů. Tuto neobvyklou komplexitu má podle všeho na svědomí přítomnost dvou párů vokálních vaků (Feng a kol. 2002).

2.1. Reklamní volání

Jedná se o nejrozšířenější typ volání. Někdy je označován také jako „mating call“, protože ho samci vydávají v době páření. Jak můžeme tušit z názvu, samci tuto vokalizaci používají pro nalákání samiček na určenou lokalitu, kde má dojít k rozmnožování. V tomto

hlasovém projevu se skrývá mnoho informací, které samička dokáže využít, ať už k rozpoznání vlastního druhu nebo k určení atraktivity daného samce. Výzkumy ukazují, že tento druh vokalizace je velice druhově specifický. Tedy co druh, to jiné volání. Nemělo by smysl a nebylo by ani možné zde uvádět, jak vypadá reklamní volání té které žáby. Pro představu zde ale popíšu jedno z nejkompexnějších volání v žabí říši.

Vydává ho neotropická žabka *Physalaemus pustulosus*. Její reklamní volání obsahuje dvě komponenty. První z nich je označována jako „whine“, což bychom mohli interpretovat jako dlouhý kňouravý zvuk. Tato slabika je následována „chuck“ komponentou, která se může opakovat až 6x. Čím více chuck komponent hlasový projev obsahuje, tím je komplexnější. Samci, kteří volají osamoceně, používají pouze whine komponentu, zatímco samci lákající ve skupinách zvyšují komplexitu svého volání přidáváním chuck komponent (Rand a Ryan 1981). Jelikož je tato žabka častým modelovým organismem, používaným v mnoha experimentech, zmíním se o všech dalších funkcích tohoto volání v příslušných kapitolách.

2.2. Agresivní volání

Tento zvukový projev vydávají nejčastěji samci, kteří brání své teritorium proti vpádu jiného samce. Proto se často setkáváme také s označením teritoriální volání. Agresivní vokalizaci ale mohou používat i samci, kteří nejsou teritoriální. Často se s tímto druhem vokalizace setkáme u žab, které tvoří agregace neboli sbory. Na malém prostoru se tu schází velké množství samců, kteří spolu kompetují o přízeň samičky i o prostor. Není proto divu, že zde dochází k častým konfliktům mezi samci, doprovázeným těmito zvuky.

U *Hyla faber* byly popsány dokonce dva typy teritoriální vokalizace. Samci vydávají tyto zvuky nízké intenzity během střetu s jiným samcem. První typ byl pozorován, když vlastník hnízda skočil na narušitele a druhý typ byl zaznamenán během boje dvou samců (Martins a Haddad 1988).

Cardoso a Heyer (1995) studovali hlasové projevy u *Leptodactylus syphax*. Zjistili, že samec reaguje agresivním voláním na nahrávku svého vlastního reklamního volání. Při přehrání tohoto agresivního volání samec ještě zvýšil intenzitu svého projevu. Navíc začal bušit nohou do země, čímž vyvolal seizmický signál.

Nově byl agresivní typ volání popsán také u *Gephyromantis thelenae*, jejíž samci používají tento hlas, aby vyzvali narušitele jejich teritoria k zápasu (Wollenberg a Harvey 2010).

2.3. Stresové volání

Tento typ vokalizace sice není studován takovou měrou jako je tomu u předešlých dvou případů. Je ale neméně zajímavý a patří se věnovat mu v této části pozornost. Jak už název napovídá, jedná se o hlasy, které žáby vydávají ve stresu, tedy ve chvíli, kdy jsou polapeny predátorem. Stejně jako u reklamního volání a u agresivního volání jsou i stresové vokální projevy značně rozdílné mezi jednotlivými druhy. To by naznačovalo, že toto volání má nějaký význam ve vnitrodruhové komunikaci. Pro toto tvrzení ale v současné době neexistuje žádný důkaz. Naproti tomu je možné, že vysoká frekvence, která je společná všem druhům, může sloužit jako varovný signál pro ostatní živočichy v okolí. Rozdíly se nachází i v intenzitě zvuku a ve způsobu jeho tvoření. Někdy se jedná o velice hlučný křik, který je tvořen s otevřenou tlamou a má možná predátora vylekat, jindy jde zase o tiché kňučení, které žába vydává se zavřenou tlamou. Bylo také zjištěno, že stresové volání je mnohem častější u neotropických žab než u žab evropských nebo severoamerických (Hödl a Gollmann 1986). V tomto případě ovšem může být posudek zkreslený nedostatkem známých informací.

U *Hyla faber* vědci zjistili, že se liší stresové volání mláďate a dospělce, což je nejspíš způsobeno rozdíly ve vokálním aparátu (Martins a Haddad 1988).

Na tomto typu vokalizace je velice zvláštní jedna věc. Vyskytuje se i u samiček. Je to výjimka, která potvrzuje pravidlo, že u žab vokalizují pouze samci. Nejnověji byl tento fenomén popsán u samiček druhu *Hypsiboas albomarginatus* v Brazílii. Zvuk byl tvořen se zavřenou tlamou a zněl jako jednoduchý harmonický tón (Figueiredo-de-Andrade a kol. 2010).

3. POHLAVNÍ VÝBĚR

Mezi pohlavním výběrem a komunikací živočichů existuje vzájemný vztah. Samička může prostřednictvím zvukových signálů poznat, který samec je pro ni nejvhodnější. Samčí vokalizace v sobě totiž ukrývá mnoho informací, které samička dokáže rozluštit a použít k výběru budoucího partnera. Velké množství prací studujících tuto problematiku bylo prováděno na neotropické žábě *Physalaemus pustulosus*. Proto si myslím, že je vhodné také nastínit, jakým způsobem probíhá rozmnožování tohoto druhu a věnovat se detailněji zjištěným výsledkům. Ve druhé části této kapitoly se pak věnuji srovnání s jinými druhy žab.

3.1. Volba samičky u *Physalaemus pustulosus*

Sezóna páření tohoto druhu sice trvá po celý rok, je ovšem koncentrovaná nejvíce v období dešťů (od dubna do prosince). Samci se shromažďují v příslušné lokalitě každou noc během sezóny a lákají samičky. Ty obvykle dorazí pouze v té noci, kdy se chtějí spářit. Proto je poměr samců a samic dosti nevyvážený. Převaha samců má pak za následek časté agresivní střety a souboje. Když tedy samice dorazí k místu odkud se samci ozývají, vyhledá vhodného partnera a iniciuje amplexus. Občas se stane, že se jí po cestě snaží zmocnit nevolající samec, což má za následek útok původně vybraného partnera. Během amplexu pak probíhá stavba hnízda a oplodňování vajíček. Nebyla zjištěna žádná souvislost mezi stranou, ze které samec volal a stranou, na které probíhalo vlastní páření. Samci tohoto druhu sice nejsou teritoriální, ale agresivní chování u nich není výjimkou (Ryan 1980).

Jak již bylo popsáno na začátku této práce, *P. pustulosus* má komplexní volání, které se skládá z komponenty whine a 0-6 chuck komponent. Testy se zjistilo, že samičky reagují buď jen na jednoduché volání obsahující pouze whine komponentu nebo na komplexní volání, ve kterém je obsažena jak whine tak i chuck komponenta. Nikoliv však na uměle vytvořené volání, které mělo pouze chuck komponentu. Samice také vykazovaly preferenci pro komplexnější volání před jednoduchým. Tímto pokusem se potvrdilo, že i osamocení samci, kteří vydávají jen jednoduché volání, jsou schopni samičku přilákat. Ovšem pouze za předpokladu, že se v okolí nenachází jiný samec, který by lákal komplexním voláním (Rand a Ryan 1981). Dalšími experimenty Ryan (1983 a) prokázal, že samička nebude upřednostňovat jednoduché volání před komplexním ani v případě zvýšené intenzity. Také se ukázalo, že nezáleží na pořadí jednotlivých komponent, tedy že samička nerozlišuje mezi whine-chuck a chuck-whine.

Byla zjištěna pozitivní korelace mezi velikostí samečka a jeho úspěšností při párování a to nejen co se týče celé sezóny, ale i během jedné noci. Dále bylo měřeno množství různých charakteristik, které by s velikostí mohly korelovat. Ukázalo se, že není žádný vztah mezi velikostí samce a intenzitou jeho volání. Ani počet volání za noc nesouvisí s velikostí. To dokazuje, že větší samci nemají u samiček výhodu díky hlasitějším projevům nebo proto, že by volali častěji než menší samci. Je to celkem logické. Když uvážíme rušivý vliv prostředí s proměnlivým počasím a častými dešti, nemůže být intenzita volání dobrým ukazatelem kvality samečka. Co se ovšem prokázalo byla negativní korelace velikosti s fundamentální frekvencí chuck komponenty. Dalšími pokusy se přišlo na to, že samička opravdu dokáže

vybrat samečka na základě chunk komponenty, ale jen tehdy, je-li mezi frekvencemi dostatečný rozdíl. Zajímavá je také otázka, zda nějak rozhoduje velikost samičky při výběru partnera. Testy ukázaly, že relativní velikost obou partnerů při výběru nehraje roli. Nabízí se ještě jedna otázka. Proč si samička vybírá k páření velké samce? Podle mě je pravděpodobné vysvětlení, že větší samci jsou buď starší než ostatní, tudíž prokázali schopnost přežít, nebo rostou rychleji než ostatní, což zase ukazuje na jejich schopnost lépe využívat zdroje. Tak či tak jsou to jistě velice výhodné vlastnosti, které se potomstvu budou hodit k přežití (Ryan 1983 b).

3.2. Preference samičky u ostatních druhů žab

U žab s dlouhým obdobím rozmnožování (např. *Physalaemus pustulosus*) samci obvykle lákají samičky z vlastního teritoria nebo území, které si brání vůči vpádu ostatních samců. U druhů, které mají jen krátké rozmnožovací období, převládá strategie aktivního vyhledávání samiček (Wells 1977). V případě teritoriálních druhů s dlouhou sezónou páření je tedy velice těžké poznat, zda si samička volí na základě kvalit samce nebo na základě jeho území.

Samičky druhu *Acris crepitans* nerozlišují mezi voláním místního nebo cizího samečka. V obou případech ovšem preferují volání s nízkou frekvencí, což odpovídá poznatkům o *Physalaemus pustulosus*. Co se ale značně odlišuje je závislost velikosti samičky na jejích preferencích. V předešlém případě nehrála velikost samičky roli, zatímco v tomto případě ano. Velké samičky totiž preferují nízké frekvence ale samičky menšího vzrůstu dávají přednost relativně vyšším frekvencím. Je to způsobeno morfologickými vlastnostmi jejich periferního zvukového systému, který je negativně korelován s velikostí samičky (Ryan a kol. 1992).

Jennions a kol. (1995) studovali odpovědi samičky africké žáby *Hyperolius marmoratus*. U tohoto druhu samička vybírá opět podle frekvence. Je-li rozdíl mezi oběma stimuly dostatečný, vyberou si skoro všechny, bez ohledu na velikost, nízkou frekvenci. To se shoduje s oběma předchozími případy. Jestliže jsou pak mezi stimuly malé rozdíly, skupina testovaných samiček vybírá náhodně. Ovšem při bližším zkoumání zjistíme, že jednotlivé samičky vykazují stejnou volbu opakovaně i při malém rozdílu frekvencí. Opět se zde setkáváme se závislostí na velikosti samičky. Jako v případě *Acris crepitans* i u tohoto druhu preferují menší samičky vyšší frekvence.

Důležitým faktorem, se kterým se musí vokalizující živočichové potýkat, je míra okolního hluku. O tom, jak rušivé zvuky prostředí ovlivňují výběr samičky, je známo velice málo. Jeden druh stromové žáby z Kostariky, *Hyla ebraccata*, vokalizuje ve velkých hlučných sborech spolu s dalšími druhy žab. Samička tedy musí být schopná nejen vybrat atraktivního samce, ale co je nejdůležitější, hlavně samce svého druhu. Když se samičky umístily do experimentálního prostředí bez rušení okolními zvuky, vybraly si nízké frekvence. Při středních hodnotách hluku neměly žádné frekvenční preference. Nakonec byly vystaveny vysokým hodnotám okolního hluku, při kterých už nevybíraly nízké frekvence, nýbrž frekvence průměrné pro danou populaci. Tato strategie je určitě výhodná, protože samička tím alespoň zvýší pravděpodobnost, že si vybere samce svého druhu (Wollerman a Wiley 2001).

Samičky druhu *Colostethus subpunctatus* zase dávají přednost vysokému tempu opakování jednotlivých not ve volání samců (Lüddecke 2002).

K zajímavým závěrům došli při svých pokusech Tárano a Herrera (2003), když studovali, jaké preference má samička druhu *Physalaemus enesefae*. Zjistili, že preferuje dlouhé volání, nízkou a střední dominantní frekvenci, krátký interval mezi voláním a také intenzivnější volání, přičemž silná preference byla na dobu trvání a na rychlost. Je zvláštní, že nízká frekvence nebyla ani zdaleka tak důležitá jako u *Physalaemus pustulosus* nebo jiných druhů uvedených výše. Dokonce preference na nízkou frekvenci zmizela úplně ve chvíli, kdy se jednotlivá volání překrývala. Tehdy samice upřednostňovala vedoucí volání bez ohledu na dominantní frekvenci.

Těmito příklady jsem chtěla zejména ukázat, jak mohou být preference samiček různých druhů různé. Záleží na mnoha faktorech, od vlivu okolního prostředí přes rozmnožovací strategie až k velikosti samotné samičky. Na druhou stranu se i přes značnou diverzitu studovaných objektů najdou některé společné rysy a podobnosti i u nepříbuzných druhů, jako například často zmiňovaná nízká frekvence.

4. VLIV PREDACE

Samci žab vydávají mnohdy velice hlučné zvuky za účelem lákání samic v době páření. Toto chování s sebou ovšem nese množství nákladů. Jedním z nich je opravdu vysoké množství energie, kterou musí vydat při tvoření zvuku. Za druhé je to zvýšené nebezpečí predace, kterému se vystavují, když se snaží zaujmout samičky. Na obranu si ovšem samci vytvořili množství různých strategií jak toto nebezpečí co nejvíce snížit a přitom co možná

nejvíce zvýšit své šance u potenciálních partnerek.

Tuttle a Ryan (1982) se touto problematikou zabývali u stromové žáby *Smilisca sila*. Tuto žabu loví netopýr *Trachops cirrhosus*, kterému k lokalizaci kořisti slouží reklamní volání samců. Každý samec je ovšem schopný vydávat zvuky s různou komplexitou a také schopnost synchronizace se sousedy je v tomto směru velice důležitá. Vědci totiž zjistili, že netopýr dokáže lépe zaměřit samce, který volá asynchronně vzhledem k ostatním žábám v okolí. Dále také preferuje komplexní volání před jednoduchým. Samci se tedy snaží snížit nebezpečí predace následující strategií. Když zpozorují lovičího netopýra, prostě sníží počet volání i jejich komplexitu. Stejně se zachovají i za špatné viditelnosti, kdy je obtížné predátora detekovat. Dalším důležitým faktorem je i výběr lokality. Pro samce je velice výhodné vyskytovat se blízko místa s vysokou úrovní hluku (např. vodopádu), který dokáže kompletně zamaskovat frekvenční škálu žabiho volání.

Další možné způsoby, jak snížit riziko predace, popsali Tuttle a Ryan (1981) na modelu neotropické žabky *Physalaemus pustulosus*. Pozorovali reakce, kterými se samci snažili vyhnout predaci. V kritickém okamžiku přestali volat úplně nebo lákali samičku raději z úkrytu, dále volali méně často nebo s menší hlasitostí a nakonec stejně jako v předchozím případě snížili komplexitu, aby predátorovi ztížili možnost zaměření. Fakt, že vyšší komplexita volání usnadňuje netopýrům přesné určení polohy kořisti, potvrdili svými pokusy také Page a Ryan (2008). Jelikož ale toto chování také snižuje pravděpodobnost nalákání samičky (Ryan 1980), museli se samci naučit efektivně vyhodnocovat míru ohrožení. Za jasné noci dokáží velice rychle (za méně než jednu sekundu) detekovat svého hlavního predátora, netopýra *Trachops cirrhosus*, a přestat s voláním. Stejně tak dokáží rychle identifikovat malé hmyzožravé netopýry, na které nereagují. Problém ovšem nastává v obzvláště tmavých nocích, kdy žáby nejsou schopné vůbec poznat hrozící nebezpečí, což dokládá závislost na vizuální detekci predátora (Tuttle a kol. 1982).

U samců *Physalaemus pustulosus* se ale vyvinula ještě další strategie, jak snížit riziko ulovení a přitom zvýšit své šance u samiček. Na rozdíl od samců *Smilisca sila*, kteří netvoří agregace, patří *Physalaemus pustulosus* k tzv. sborovým žábám. Sborové chování („chorusing behavior“) přináší tomuto druhu mnohé výhody nejen ve vztahu k predátorům, ale i co se reprodukčního úspěchu týče. Ryan a kol. (1981) prokázali negativní korelaci mezi velikostí sboru a riskem predace pro jednotlivce. I když větší sbor může lákat více predátorů, riziko pro individua se s velikostí agregace značně snižuje. Naproti tomu nebyla prokázána žádná

souvislost mezi velikostí sboru a tzv. predation rate (počet ulovených žab/počet pozorování). Další výhodou tohoto chování spočívá ve větší pravděpodobnosti páření ve velkých sborech vlivem většího počtu přítomných samic. Podíl samic ku samcům („operational sex ratio“) se totiž zvyšuje s rostoucí velikostí sboru. Není sice jasné, která z těchto dvou výhod byla selekční silou v evoluci sborového chování u *Physalaemus pustulosus*, je ale pravděpodobné, že jak predací tlak, tak i preference samic se na jeho vzniku podíleli.

5. SBOROVÉ CHOVÁNÍ

Některé druhy žab tvoří v období rozmnožování agregace samců, kterým se říká sbory. V těchto shlucích potom hromadně vokalizují a lákají k sobě samice. Sborové chování má pro samce mnohé výhody. Velké množství samců nacházejících se na jednom místě a ve stejný čas dokáže přivábit velké množství samic, které jsou jinak roztroušeny po širokém okolí. Ovšem tolik jedinců na jednom místě, kteří kompetují jak o samici tak o prostor, vede nutně k agresivnímu chování a bojům. Tento problém lze vyřešit například synchronizací jednotlivých hlasových projevů. Tímto způsobem mohou samci nejen zmírnit agresivní reakce svých sousedů, ale také snížit riziko predace.

Intenzita vokálních projevů není stejná po celou noc. Při výzkumu v Bolívii Jansen (2009) rozdělil aktivitu samců na tři fáze. Začáteční a konečná fáze se vyznačuje převahou zvuků, které vydávají ptáci nebo hmyz. Mezi nimi se nachází fáze hlavní aktivity, která se dále dělí na další tři podjednotky. Začátek je charakterizován progresivním zvýšením hladiny tlaku zvuku, následuje dosažení nejvyšší hodnoty tlaku zvuku a nakonec dochází k prudkému snížení. Vokální aktivita se také mění během sezóny. Na začátku vokalizuje jen málo samců, ale krátce potom se aktivita všech jedinců vyšplhá na maximum a zvolna lineárně pak klesá až ke konci rozmnožovací sezóny. Kromě těchto časových hledisek má na hlasové projevy samců vliv i prostředí (teplota, srážky, měsíční svit, vlhkost nebo tlak vzduchu) a v menší míře také sociální faktory (Brook a kol. 2000).

5.1. Agresivní chování

Některé druhy žab vydávají kromě reklamního volání, kterým lákají samičku, i agresivní volání. Je to hlasový projev, který samci vydávají při interakcích s jinými samci. U žab druhu *Acris crepitans blanchardi* samci vydávají agresivní zvuky během boje nebo ve chvílích, kdy se ke střetu schyluje. Míra agresivity se zvyšuje s tím, jak se narušitel přibližuje.

Samci také vykazují vyšší míru agrese vůči velkým jedincům oproti menším. Přitom ale nezáleží na absolutní ani relativní velikosti agresora (Wagner 1989 a). Je tedy možné, že se samci snaží tímto chováním protivníka oklamat a vyvolat zdání větší síly. Ve své další studii Wagner (1989 b) tuto domněnku potvrzuje. Studoval u těchto žab dominantní frekvenci, u které byla zjištěna negativní korelace s velikostí samce. Tato frekvence značně varíruje mezi jedinci, což není u obojživelníků častý jev. I přes to je ale samci používána ke zjištění bojeschopnosti protivníka. Proto se tyto žáby naučili v reakci na ostatní kompetitory svoji frekvenci snižovat, čímž předstírají větší velikost. Agresivita volání ovšem negraduje jen v souvislosti s velikostí a vzdáleností ostatních jedinců, ale zvyšuje se i v rámci celé skupiny (Wagner 1989 c). Ovšem čím je míra lokální kompetice vyšší, tím jsou také samci tolerantnější a často se raději přesunou nebo narušitele prostě ignorují. Dalším faktorem, který ovlivňuje agresivitu je i část rozmnožovací sezóny. Na jejím začátku vykazují jedinci mnohem vyšší míru tolerance než později v sezóně, kdy jsou agresivní zvukové projevy častější (Burmeister a kol. 1999).

5.2. Synchronizace a načasování

Jak už jsem nastínila v úvodu této kapitoly, mnoho samců na jednom místě a ve stejný čas může být sice výhodná strategie, může ale také znamenat mnoho problémů. Kromě rizika predace, o kterém se zmiňuji dále v této práci, se jedná především o zvýšenou vokální kompetici a vzájemné rušení vysílaných signálů. Jedním z řešení problému by samozřejmě mohlo být volat hlasitěji než ostatní samci. Takto hlučnému samci by nejspíš jeho chování přineslo výhody oproti ostatním samcům a i pro samičky by byl jistě velice atraktivní. Ovšem na zvyšování hlasitosti jednoho by zareagovali zvýšením hlasitosti i ostatní a díky morfologickým a fyziologickým zábranám by to tak jistě nešlo donekonečna. Navíc musíme zvážit i značnou nevýhodnost tohoto jednání v důsledku vysokého množství spotřebované energie a dále fakt, že samec, který bude výrazný pro samičku bude také snadno lokalizovatelný i pro případné predátory. Z těchto důvodů se tedy u mnohých žab vyvinuly jiné strategie. Jednou z nich je načasování svého volání vůči sousedům, tzv. „call timing“. Jelikož je toto chování u obojživelníků celkem časté (Wells 1977), můžeme se domnívat, že je to z evolučního hlediska strategie výhodná. Loftus-Hills (1974) vysvětluje časování u *Pseudacris streckeri* za pomoci rozdělení volacího cyklu do tří fází. První je „refractory

phase“, během které samci nevydávají žádný zvuk a která okamžitě následuje za každým voláním. Druhá se nazývá „excitatory phase“ a nakonec přichází „call activation phase“, během které samec produkuje zvuk a nereaguje tedy na žádný stimul. Call timing byl také pozorován u *Leptodactylus albilabris*. U tohoto druhu byla popsána post-stimulační inhibiční perioda, kdy samec nevydává žádný zvuk. Tato pauza se zdá být nezbytná pro pokračování sborové vokalizace (Moore a kol. 1989).

Dalším způsobem, jak co nejvíce snížit náklady a přitom i získat výhody, je synchronizace. Samci se buď snaží vokalizovat ve stejné chvíli, což značně znesnadňuje lokalizaci predátorům (Tuttle a Ryan 1981) nebo se jejich projevy částečně překrývají. V testech s *Physalaemus pustulosus* bylo zjištěno, že při nepřekrývajícím stimulu samec zvýší komplexitu svého volání. Naopak, jestliže se stimul překrývá s voláním, samec už nepřidává chuck komponentu (Schwartz a Rand 1991). Při interakci s ostatními jedinci ve sboru mají žáby tohoto druhu tendenci komplexitu svého volání zvyšovat. Tato hypotéza byla testována pomocí nahrávek reklamního volání, které obsahovaly pouze whine komponentu. Stimul byl přehráván jednotlivým samcům a studovala se jejich reakce. Pomocí tohoto experimentu vědci zjistili, že samec na tento podnět opravdu reagoval zvýšením komplexity čili přidáním několika chuck. Stejně samci reagovali i na hlasitější stimul, tedy na konkurenta, který je blíže a také na větší počet konkurentů (Rand a Ryan 1981).

6. ZÁVĚR

Tato bakalářská práce byla zaměřena na popsání a zhodnocení výzkumů týkajících se bioakustiky žab. Cílem bylo porovnat zjištěné skutečnosti o různých aspektech tohoto tématu a kde byl dostatek údajů také navrhnout možná zobecnění. Bohužel stále zůstává mnoho nejasností a skrytých informací o hlasových projevech těchto živočichů. Většinou se tak můžeme pouze domnívat, jestli je zjištěná pravda převoditelná i na další druhy žab a platí u nich všeobecně nebo jestli se jedná pouze o vlastnost té dané skupiny nebo druhu. Ze současných poznatků vyplývá spíše skutečnost, že co druh to jiné zákonitosti a charakteristiky. Často se také velice odlišují i individua mezi sebou a převést tak poznatky na celý druh může být velice složité. Terénní i laboratorní výzkum je samozřejmě náročný ve všech ohledech a není proto divu, že mnoho druhů žab ještě nebylo prozkoumáno. Nemohu se ale ubránit pocitu, že většina prací se uskutečnila na neotropických druzích žab a v posledních letech přibýly také studie z Asie, ovšem o obojživelnících, kteří obývají Evropu nebo severní Ameriku, je toho známo jen velice málo. To je také důvod, proč bych se ráda v další práci zaměřila na druhy žab, které najdeme v České republice, a které si jistě také zaslouží pozornost. Mým cílem je získané poznatky porovnat s dalšími druhy a určit, které vlastnosti jsou pro české žáby unikátní a které jsou naopak všeobecně rozšířené. Výzkum hlasových projevů je důležitý nejen pro poznání samo, ale dá se také prakticky využít pro mapování žabích lokalit. Pochopení jejich projevů a chování může zase posloužit při ochraně druhu.

7. SEZNAM LITERATURY

- Brooke, P.N., Alford, R.A. and Schwarzkopf, L.: Enviromental and social factors influence chorusing behaviour in a tropical frog: examining various temporal and spatial scales, 2000, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49, 79-87
- Burmeister, S., Konieczka, J. and Wilczynski, W.: Agonistic Encounters in a cricket frog (*Acris crepitans*) chorus: behavioral outcomes vary eith local competition and within the breeding season, 1999, *Ethology*, 105, 335-347
- Cardoso, A.J. and Heyer, R.: Advertisement, aggressive, and possible seismic signals of the frog *Leptodactylus syphax* (Amphibia, Leptodactylidae), 1995, *Alytes*, 13, 67-76
- Feng, A.S., Narins, P.M. and Xu, Ch.H.: Vocal acrobatics in a Chinese frog, *Amolops tormotus*, 2002, *Naturwissenschaften*, 89, 352-356
- Figueiredo-de-Andrade, C.A., Santana, D.J. and Carvalho-e-Silva, S.P.: Distress call of a female *Hypsiboas albomarginatus* (Anura, Hylidae), 2010, *Herpetology Notes*, 3, 37-39
- Hödl, W. and Gollemann, G.: Distress calls in neotropical frogs, 1986, *Amphibia-Rept.*, 7, 11-21
- Jansen, M.: Measuring temporal variation in calling intensity of a frog chorus with a data logging sound level meter: results from a pilot study in Bolivia, 2009, *Herpetology Notes*, 2, 143-149
- Jennions, M.D., Backwell, P.R.Y. and Passmore, N.I.: Repeatability of mate choice: the effect of size in the African painted reed frog, *Hyperolius marmoratus*, 1995, *Anim. Behav.*, 49, 181-186
- Loftus-Hills, J.J.: Analysis of an acoustic pacemaker in Strecker's chorus frog, *Pseudacris streckeri* (Anura: Hylidae), 1974, *J.comp. Physiol.*, 90, 75-87
- Lüddecke, H.: Male and female responses to call playback in the Andean frog *Colostethus subpunctatus*, 2002, *Amphibia-Rept.*, 23, 141-150
- Martins, M. and Haddad, C.F.B.: Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia: Hylidae), 1988, *Amphibia-Reptilia*, 9, 49-60
- Moore, S.W., Lewis, E.R., Narins, P.M. and Lopez, P.T.: The call-timing algorithm of the white-lipped frog, *Leptodactylus albilabris*, 1989, *J. Comp. Physiol. A.*, 164, 309-319
- Narins, P.M., Feng, A.S., Lin, W., Schnitzler, H.U., Denzinger, A., Suthers, R.A. and Xu, Ch.: Old world frog and bird vocalizations contain prominent ultrasonic harmonics, 2003, *J. Acoust. Soc. Am.*, 115, 910-913
- Page, R and Ryan, M.J.: The effect of signal complexity on localization performance in bats that localize frog calls, 2008, *Anim. Behav.*, 76, 761-769

- Rand, A.S. and Ryan, M.J.: The adaptive significance of a complex vocal repertoire in a neotropical frog, 1981, *Z. Tierpsychol.*, 57, 209-214
- Rand, A.S.: Tradeoffs in the evolution of frog calls, 1985, *Anim. Sci.*, 94, 623-637
- Ryan, M.J., Perril, S.A. and Wilczynski, W.: Auditory tuning and call frequency predict population-based mating preferences in the cricket frog, *Acris crepitans*, 1992, *The American Naturalist*, 139, 1370-1383
- Ryan, M.J., Tuttle, M.D., and Taft, L.K.: The cost and benefits of frog chorusing behavior, 1981, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 8, 273-278
- Ryan, M.J.: Female mate choice in a neotropical frog, 1980, *Science*, 209, 523-525
- Ryan, M.J.: Frequency modulated calls and species recognition in a neotropical frog, 1983, *J. Comp. Physiol.*, 150, 217-221
- Ryan, M.J.: Sexual selection and communication in a neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*, 1983 b, *Evolution*, 37, 261-272
- Schwartz, J.J. and Rand, A.S.: The consequences for communication of call overlap in the Tungara frog, a neotropical anuran with a frequency-modulated call, 1991, *Ethology*, 89, 73-83
- Tárano, Z. and Herrera, E.: Female preferences for call traits and male mating success in the neotropical frog *Physalaemus enesefae*, 2003, *Ethology*, 109, 121-134
- Tuttle, M.D. and Ryan, M.J.: Bat predation and the evolution of frog vocalizations in the neotropics, 1981, *Science*, 214, 677-678
- Tuttle, M.D. and Ryan, M.J.: The role of synchronised calling, ambient light, and ambient noise, in anti-bat-predator of a treefrog, 1982, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11, 125-131
- Tuttle, M.D., Taft, L.K. and Ryan, M.J.: Evasive behaviour of a frog in response to bat predation, 1982, *Anim. Behav.*, 30, 393-397
- Wagner, W.E.Jr.: Fighting, assessment, and frequency alteration in Blanchard's cricket frog, 1989, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25, 429-436
- Wagner, W.E.Jr.: Graded aggressive signals in Blanchard's cricket frog: vocal responses to opponent proximity and size, *Anim. Behav.*, 38, 1025-1038
- Wagner, W.E.Jr.: Social Correlates of Variation in male calling behavior in Blanchard's cricket frog, *Acris crepitans blanchardi*, 1989, *Ethology*, 82, 27-45
- Wells, K.D.: The social behaviour of anuran amphibians, 1977, *Anim. Behav.*, 25, 666-693
- Wollenberg, K.C. and Harvey, J.: First assessment of the male territorial vocal behaviour of a Malagasy leaf litter frog (*Gephyromantis thelenae*), 2010, *Herpetol. Notes*, 3, 141-150

Wollerman, L. and Wiley, R.H.: Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a neotropical frog, 2001, *Anim. Behav.*, 62, 0

Yu, Z.L., Qiu, Q., Xu, Z.M. and Shen, J.X.: Auditory response characteristics of the piebald odorous frog and their implications, 2006, *J. Comp. Physiol. A.*, 192, 801-806